植 物 分 类 学 报 29 (5) : 445—451 (1991)
Acta Phytotaxonomica Sinica

苹果属花粉形态特征及其分类学和进化意义*

贺 超 兴　　　　　　徐 炳 声
(中国科学院植物研究所，北京 100093)　　(复旦大学生物系，上海 200433)

POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *MALUS* AND ITS TAXONOMIC AND EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE

HE CHAO-XING
(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing* 100093)
HSU PING-SHENG
(Department of Biology, Fudan University, Shanghai 200433)

Abstract The pollen morphology of 26 species and 5 hybrids of the genus *Malus* was investigated with aid of SEM. It is found that the pollen morphology of *Malus* is rather similar in shape, size, position and number of aperture and exine sculpture. The characters of polle morphology of sections and series are as follows: Sect. Malus Ser. Baccatae: Striae regular, parallel to colpi, and conjunct at pole; Ser. Pumilae: the same as in Ser. Baccatae, but more or less curved near pole.

Sect. Docyniopes: Striae regular and parallel to colpi, but bent near pole.

Sect. Chloromeles: Striae irregular, dense and interlock.

Sect. Sorbormalus: Striae irregular, sparse and not interlock.

Ser. Sieboldiance: pollen grains prolate, with perforation among striae, colpi narrow; Ser. Kansuenses: Pollen grains spheroidal, colpi wide in the middle but narrow at both ends, striae relatively dense and regular, mostly dichotomous, perforation present; Ser. Yunnanenses; Pollen grain spheroidae, colpi wide in the middle but narrow at both ends, striae obviously irregular, less dichotomous, perforation absent. The major evolutionary trend of exine sculpture of pollen may be from densely thin-striate to sparsely striate with perforation. Characters of the exine sculpture of hybrids can be used to recognize the relationship between the parental species.

Key words *Malus*; Pollen morphology; Classification

---

* 本文承张金谈教授审阅全文并提出宝贵意见，谷粹芝副教授、王祖良同志在标本收集上给予很大帮助，在此一并致射。
1989.8.28 收稿。

摘要 本文用扫描电镜观察了苹果属 *Malus* 26 种及 5 个杂种的花粉形态，描述了外壁纹饰形态特征的变化类型，并对其进化趋势作了推论，指出外壁纹饰类型具属内分组意义。苹果属花粉在形状、大小、沟孔位置及数量、外壁纹饰等方面都十分相似。外壁纹饰的主要演化趋势可能是：由密的细条纹型到具有穿孔的、较少条纹型。杂种的外壁纹饰对于判断亲本种的关系有一定意义，属内种间的杂合导致了多倍体种、新变种、栽培种的大量出现，甚至是新种产生的方式。

关键词 苹果属；花粉形态；分类

苹果属植物约 40 种，主产于北温带的欧亚大陆、北美等地，以东亚种类最多，我国有 20 多种(俞德浚，1956)。以往在果树学、园艺学方面对该属许多种类进行过大量研究，近年来，俞宏(1985)、梁国鲁(1987)、陈瑞阳(1986)等人对苹果属的许多种又进行了核型分析，得出了多倍体种(和宗)广泛存在的结论，对属的分类有一定意义。程家胜等(1986)还通过对苹果属过氧化物同工酶的研究作出了属内植物亲缘关系图。

化石资料表明，苹果属叶痕化石在中国东北渐新世早期已有发现，后来又在山东中新世地层中发现。欧洲仅中新世后才有发现，而北美是渐中新世才有发现。蔷薇科的花粉的发现是在渐新世以后(俞德浚，1984)。因而推测属的起源和进化历史较短，属内种间进化水平接近，关系密切。反映在花粉上就是花粉分化不大，各种花粉形态比较一致。

关于苹果属现代花粉形态的报道较少，Martens (1980)对北美产的 4 个种及 4 个杂种进行过扫描电镜观察，此外还有一些零星的报道。本工作通过对苹果属植物花粉形态较全面的观察，试图对属内组系间的亲缘关系、分组分系及进化趋势作些尝试性的探讨。

材 料 与 方 法

本文研究材料全部采于中国科学院植物研究所标本馆的腊叶标本。将花粉直接涂于粘在样品台上的双面胶纸上，经离子溅射真空镀膜后，置于 Hitachi S-800 型扫描电镜下，在 10kv 加速电压下进行观察。

观 察 结 果

(一)苹果属花粉的一般形态特征

光镜下，花粉球形至长球形，三孔沟，表面纹饰不清楚。扫描电镜下，可见花粉具 3 孔沟，沟长；外壁为指纹型条纹状纹饰。花粉中等大小，在 20—40μm × 20—30μm 之间。形态特征见表 1。

(二)苹果属各组、系花粉的形态特征

1.苹果组 Sect. Malus

(1) 山荆子系 Ser. Baccatae: 花粉球形至长球形。表面具整齐规则的指纹型条纹状纹饰，条纹平行，细密。条纹间可有少量小穿孔，条纹多子午线方向排列汇于极，二歧分叉少。本系观察了 9 种 1 杂种。

(2) 苹果系 ser. Pumilae: 花粉球形至长球形，沟长且宽。表面为指纹型条纹状纹饰，条纹较山荆子系稀疏，较多二歧分叉，条纹间有少量穿孔。观察了 5 种。

2. 花楸苹果组 Sect. Sorbomalus

(1) 三叶海棠系 Ser. sieboldianae: 花粉长球形,沟狭长,表面具指纹型条纹状纹饰,条纹走向很不规则,多弯曲,条纹间有许多大小不一的穿孔。

共观察 2 种,在形态特征及外壁纹饰上与 Martens(1980)所描述的 *M. sargentii* 及 M. zumi var. *calocarpa* 完全一致。

(2) 陇东海棠系 Ser.Kansuenses: 花粉球形,沟较宽短。表面为指纹型条纹状纹饰,条纹平行,宽而密,多二歧分叉,走向规则,条纹间有小穿孔。本系观察了 4 种。

(3) 滇池海棠系 Ser.Yunnanenses: 花粉球形,孔沟两端狭,中间宽。表面为指纹型条纹状纹饰,条纹走向不规则,在沟缘明显细密,近极弯曲,二歧分叉少,条纹间具不明显穿孔。本系共观察 4 种。

3. 移核海棠组 Sect.Docyniopses

花粉球形,沟两端狭,中间宽。表面为指纹型条纹状纹饰,条纹子午线向规则排列,沟缘密集,在近沟端处弯曲相接,二歧分叉少,条纹间无穿孔。仅观察了台湾林檎 *M. doumeri* 1 种。

4. Sect. Chloromeles

花粉长球形,沟狭长。表面为指纹型条纹状纹饰,条纹走向和排列极不规则,弯曲,二歧分叉少,条纹间无穿孔,但条纹有上下交错,而与其它种显著不同。仅观察了 *M. coronaria* 1 种。

(三) 花粉超微结构特征的组和系的检索表

尽管有些研究(Kolon, 1982)认为蔷薇科花粉特征较一致而难以用于分类,但也有不少学者利用表面纹饰的形态特征进行了花粉分类。鸣桥直弘等(1979)对日本产蔷薇科植物花粉形态进行了分类学研究;Martens(1980)通过对苹果属几种植物花粉的研究认为花粉表面条纹宽度、穿孔密度等特征可用于属内分类;Eide(1981)通过对蔷薇科 18 属 42 种花粉的扫描电镜研究编制了西北欧蔷薇科花粉检索表。所有这些及本研究的结果均表明,花粉表面特征可用于属内的组、系分类。苹果属的组系检索如下:

1. 表面条纹规则排列,与孔沟平行。
  2. 条纹在近极沟缘处细密相接的极曲规则型(Polar-bent and regular pattern) ……………… **移核海棠组** Sect. Docyniopses
  2. 条纹汇于极处相接的直行规则型(Straight and regular pattern) ……………… **苹果组** Sect. Malus
    3. 条纹完全平行于孔沟于极处相接……………… **山荆子系** Ser. Baccatae
    3. 条纹近极多少有弯曲 ……………… **苹果系** Ser. Pumilae
1. 表面条纹不规则排列,有弯曲。
  4. 条纹密,有上下交错的交错无序型(Interlock and irregular pattern) ……………… Sect. **Chloromeles**
  4. 条纹疏,无交错,条纹不规则的条纹无序型(Irregularly striate pattern) ……………… **花楸苹果组** Sect. Sorbomalus
    5. 花粉长球形,条纹疏,条纹间有穿孔,孔沟狭长 ………………

表 1 苹果属各

Table 1 The characteristics of

组 Sect.	系 Ser.	种名 Name of species	形状 Shape	大小 Size (μm)	极轴/赤道轴 PA/EA	萌发孔 Aperture 长 L	宽 W	长/极轴 L/PA
苹果组 Malus	山荆子系 Baccatae	山荆子 *Malus baccata*	球形 spheroidal	27.5±2.5×25.8±2.5	1.07	18.3	3.3	0.67
		毛山荆子 *M. manshurica*	长球形 prolate	40.0±3.5×24.0±3.2	1.67	34.7	1.3	0.87
		丽江山荆子 *M. rockii*	同上 ditto	31.5±4.4×24.0±2.7	1.31	28.2	1.2	0.91
		湖北海棠 *M. hupehensis*	球形 spheroidal	26.8±0.5×26.6±1.6	1.01	22.9	5.0	0.85
		垂丝海棠 *M. halliana*	长球形 prolate	40.2±6.2×18.4±3.4	2.18	33.2	0.17	0.83
		锡金海棠 *M. sikkimensis*	球形 spheroidal	24.9±1.0×25.2±0.4	0.95	20.5	4.5	0.82
		金县海棠 *M. jinxianensis*	同上 ditto	27.9±2.1×26.0±2.5	1.07	22.7	3.0	0.81
		稻城海棠 *M. daochengensis*	长球形 prolate	34.1±7.0×19.4±4.0	1.79	29.4	0.2	0.86
		M. sylvestris	同上 ditto	38.6±2.2×24.6±1.4	1.57	34.0	2.4	0.88
	苹果系 Pumilae	苹果 *M. pumila*	同上 ditto	34.1±2.4×23.1±2.1	1.48	27.5	1.8	0.81
		花红 *M. asiatica*	长球形 prolate	35.0±1.6×20.3±1.3	1.72	29.6	1.5	0.85
		西府海棠 *M. micromalus*	球形 spheroidal	29.8±4.5×25.3±0.6	1.16	26.5	3.0	0.89
		新疆野苹果 *M. sieversii*	同上 ditto	26.8±0.2×27.0±0.5	0.99	21.1	2.0	0.79
		海棠花 *M. spectabilis*	长球形 prolate	31.2±3.1×19.9±4.1	1.57	23.4	0.5	0.75
花楸苹果组 Sorbomalus	三叶海棠系 Sieboldianae	三叶海棠 *M. sieboldii*	同上 ditto	35.2±3.5×23.6±2.5	1.37	30.0	2.0	0.85
		M. floribunda	同上 ditto	38.0±4.2×24.4±2.4	1.56	32.0	1.8	0.84
	陇东海棠系 Kansuenses	陇东海棠 *M. kansuensis*	同上 ditto	27.5±3.7×22.5±1.3	1.22	21.0	4.3	0.76
		山楂海棠 *M. komarovii*	同上 ditto	40.9±2.1×18.1±2.4	2.26	38.0	0.3	0.93
		变叶海棠 *M. toringoides*	球形 spheroidal	26.9±1.1×25.0±1.5	1.08	24.5	2.3	0.91
		花叶海棠 *M. transitoria*	同上 ditto	26.7±1.2×24.5±2.5	1.09	16.9	4.6	0.63
	滇池海棠系 Yunnanenses	沧江海棠 *M. ombrophila*	长球形 Prolate	32.9±4.6×22.1±2.6	1.49	29.4	1.0	0.89
		西蜀海棠 *M. prattii*	球形 spheroidal	26.6±1.2×24.9±1.7	1.07	20.6	2.5	0.77
		河南海棠 *M. honanensis*	同上 ditto	25.9±0.6×26.4±1.8	0.98	21.8	4.5	0.84
		滇池海棠 *M. yunnanensis*	同上 ditto	25.4±2.3×25.8±2.2	0.98	20.8	4.0	0.82
移依海棠组 Docyniopsis		台湾林檎 *M. donmeri*	同上 ditto	21.7±0.3×22.7±1.2	0.96	18.6	2.0	0.86
Chloromeles		*M. coronaris*	长球形 prolate	33.0±3.5×19.6±4.2	1.68	29.6	0.8	0.90
M.×madgeburgensis (*M. spectablilis* × *M. pumila*)			同上 ditto	41.3±2.8×24.0±0.3	1.72	39.1	1.3	0.95
M.×atrosanguinea (*M. halliana* × *M. sieboldii*)			球形 spheroidal	26.6±1.6×24.4±1.9	1.09	20.8	3.6	0.78
M.× purpurea (*M. pumila* × *M. atrosanguinea*)			长球形 prolate	36.0±5.0×22.8±2.5	1.58	34.1	2.6	0.95
M.× purpurea var. lemoinii			球形 spheroidal	27.2±7.8×30.3±4.1	0.90	23.3	5.0	0.86
M.× arnoldiana (*M. floribunda* × *M. baccata*)			同上 ditto	30.7±1.8×31.4±0.4	0.98	23.7	2.2	0.77

* 为国外标本

种花粉形态特征

the pollen grains of the genus Malus

外壁纹饰 ornamentation	条带宽 SW(μm)	条带密度 SD (条带数 / μm)	图 版 Plate	凭证标本 Voucher 采集地 Location	采集人号 Collector & No.
规则条纹 regularly striate	0.2	4.7	1:1,10	辽宁 Liaoning	朱有昌 486 Zhu Youchang
同上 ditto	0.3	3	1:2,6	山西 Shanxi	黄河队 146 Huanghedui
同上 ditto	0.2	4.3	1:4	云南 Yunnan	T.T.Yu 11357
同上 ditto	0.15	6	1:5; 2:25	四川 Sichuan	熊济华 91030 Xiong Jihua
同上 ditto	0.2	4	1:3	云南 Yunnan	王汉臣 3453 Wang Hanchen
同上 ditto	0.2	4	2:14,17	云南 Yunnan	M.H.Li 13725
同上 ditto	0.2	3.3	1:7	辽宁 Liaoning	邓家祺 37 Deng Jiaqi
同上 ditto	0.2	4	1:8	云南 Yunnan	T.T.Yu 12929
同上 ditto	0.2	3.3	1:9	Czech	–
同上 ditto	0.2	3.6	2:16	云南 Yunnan	刘慎谔 15675 Liou Tchenngo
同上 ditto	0.2	4	2:15	山东 Shandong	张福寿 Zhang Fushou 508
同上 ditto	0.2	4.3	2:24	浙江 Zhejiang	–2009
同上 ditto	0.2	4	2:18	新疆 Xinjiang	北疆队 10 Beijiangdui
同上 ditto	0.2	5	2:20,23	北京 Beijing	刘英 12046 Liu Ying
不规则条纹状 irregularly striate	0.2	4	1:12; 2:19	日本 * Japan	–
不规则条纹状穿孔大,密 irregularly striate, densely perforate	0.2	2.7	2:21,22	美国 * U.S.A.	–
不规则条纹状穿孔少 irregularly striate, sparsely perlorate	0.25		3:26	四川 Sichuan	黄治平 1142 Huang Zhiping
不规则条纹状 irregularly striate	0.2	4	3:31	吉林 Jilin	王兴智 – Wang Xingzhi
同上 ditto	0.2	4.7	3:28	四川 Sichuan	姜恕 2859 Jiang Shu
不规则条纹状穿孔小,少 irregularly striate, sparsely perforate	0.2	4.5	3:32	甘肃 Gansu	黄河队 4212 Huanhedui
不规则条纹状 irregularly striate	0.25	3.5	3:27,30	云南 Yunnan	T.T.Yu 11244
同上 ditto	0.4	2.3	1:13,3:33	云南 Yunnan	C.W.Yao 3837
规则条纹状 regularly striate	0.15	4.7	3:34,37	陕西 Shaanxi	K.T.Fu 2612
同上 ditto	0.2	4.3	3:35	四川 Sichuan	戴天伦 100547 Dai Tianlun
同上 ditto	0.2	4.8	1:11,3:29	广东 Guangdong	邓良 4208 Deng Liang
不规则条纹状条带有上下交错 irregularly striate interlocked	0.2	4.7	4:39,40	美国 * U.S.A	关克俭 – Kuan ke–chien
规则条纹状穿孔密 regularly striate, densely perforate	0.15	4.6	4:44	东德 * East Germany	T.T.Yu
不规则条纹状 irregularly striate	0.2	4	3:36	美国 * U.S.A.	H.H.Chang 14686
不规则条纹状穿孔大,密 irregularly striate, densely per forate	0.2	2.3	4:42,43	美国 * U.S.A.	–
不规则条纹状穿孔少,密 irregularly striate, densely perforate	,0.15	5.3	4:41	东德 * East Germany	T.T.Yu
皱波状 rugulate	–	–	4:45,46	东德 * East–Germany	T.T.Yu

……………………………………………………………… **三叶海棠系** Ser. Sieboldianae

5. 花粉球形,孔沟两端狭、中间宽。

6. 表面条纹较密,较规则,多二歧分叉条纹间有小穿孔 ……………………………………………………………………………………………… **陇东海棠系** Ser.Kansuenses

6. 条纹很不规则,二歧分叉少,无穿孔 ……………… **滇池海棠系** Ser. Yunnanenses

讨　　论

1. 苹果属的系统位置

花粉研究结果表明(Eide,1981),蔷薇科内梨属 *Pyrus*、悬钩子属 *Rubus*、蔷薇属 *Rosa* 及其它许多属种的花粉外壁纹饰都与苹果属较为接近,均为指纹型条纹状纹饰,表明这些属亲缘关系较近。*Walker*(1974)对一些原始科属的研究表明花粉表面纹饰的演化趋势为:表面光滑→表面网状、条纹状→表面疣状、刺状。蔷薇科的花粉表面纹饰显示出蔷薇科在原始类群中属于较为进化的一类,这也与形态分类得出的结果相符。而苹果属在科内应属中等进化的类群。

2. 苹果属的组系关系

俞德浚等(1956)根据叶芽和花部等的形态特征将我国苹果属植物分为3组6系与我们根据花粉表面特征作出的组、系分类检索表基本一致。

根据纹饰变化由繁到简,由规则到不规则的趋势,苹果属花粉表面纹饰的进化趋势为:

直行规则型→条纹无序型→交错无序型

↘　↗

极曲规则型

上述演化趋势可能为从条纹型向网状和疣状演化的中间过程,因此可作为推测组系的系统演化关系的依据。根据这个演化趋势,苹果组最原始,移依海棠组较为进化,花楸苹果组最为进化,而分布于西亚、欧洲的 Sect. Chloromeles 很可能属于一种特化的类型。

在苹果组内,山荆子系的几个种与苹果系的几个种的花粉形态特征很一致,表明它们之间亲缘关系密切,均为苹果属较为原始的类群。程家胜等(1986)的研究结果也表明苹果组是一自然类群,组内植物关系密切。

在最进化的花楸苹果组内,三叶海棠系、陇东海棠系和滇池海棠系的花粉表面特征各不相同,表明进化式样复杂,可能是在地理隔离条件下,不同的环境影响所致。

3. 杂种花粉的物种生物学意义

苹果属的种间杂交频繁,易形成杂种。通过对5个国外产的杂种花粉的观察,发现它们均有一半以上败育花粉,且花粉的形态和大小均有很大变化,甚至还有纹饰变化。同时,我们还发现,凡亲本间亲缘关系密切的杂种,其花粉大小及纹饰稳定,败育率低;而亲本间亲缘关系较远的杂种,有可能产生出更为进化的花粉表面类型。至于杂交种花粉的变化及其与亲本种的关系,还有待进一步研究。

参 考 文 献

[1] 陈瑞阳等,1986:中国苹果属植物染色体数目报告。武汉植物学研究,4(4):337—342。

[2] 俞宏、董绍珍、齐荣陵, 1985: 苹果属植物染色体观察研究。果树科学, (1): 20—22。
[3] 俞德浚、阎振龙, 1956: 中国之苹果属植物。植物分类学报, **5**(2): 77—110。
[4] 俞德浚, 1984: 蔷薇科植物的起源和进化。植物分类学报, **22**(6): 431—444。
[5] 梁国鲁, 1987: 中国苹果属植物染色体研究。植物分类学报, **25**(6): 437—441。
[6] 程家胜等, 1986: 关于苹果属果树亲缘关系的初步探索——过氧化物同工酶分析。园艺学报, **13**(1): 1—8。
[8] 鸣桥直弘等, 1979: 日本产蔷薇科植物花粉形态。植物地理分类研究, **27**(1): 46—50。
[9] Eide, F. 1981: Key for Northwest European Rosaceae pollen. *Grana* **20**(2): 101—118。
[10] Kolon, J. 1982: Ultrastructure of pollen grain sculpturing in several species of Rosaceae family. *Acta Soc. Bot. Pol.* **51**(3 / 4): 341—344.
[11] Martens, J., 1980: Identification of Eight Crabapples by pollen surface Sculpture. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **105** (2): 257—263.
[12] Sporne, K. R. 1972: Some observation on the evolution of pollen types in dicotyledons. *New Phytol.* **71**: 181—185.
[13] Walker, J. M., 1974: Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperm. *Amer. Jour. Bot.* **61**(10): 1112—1136.

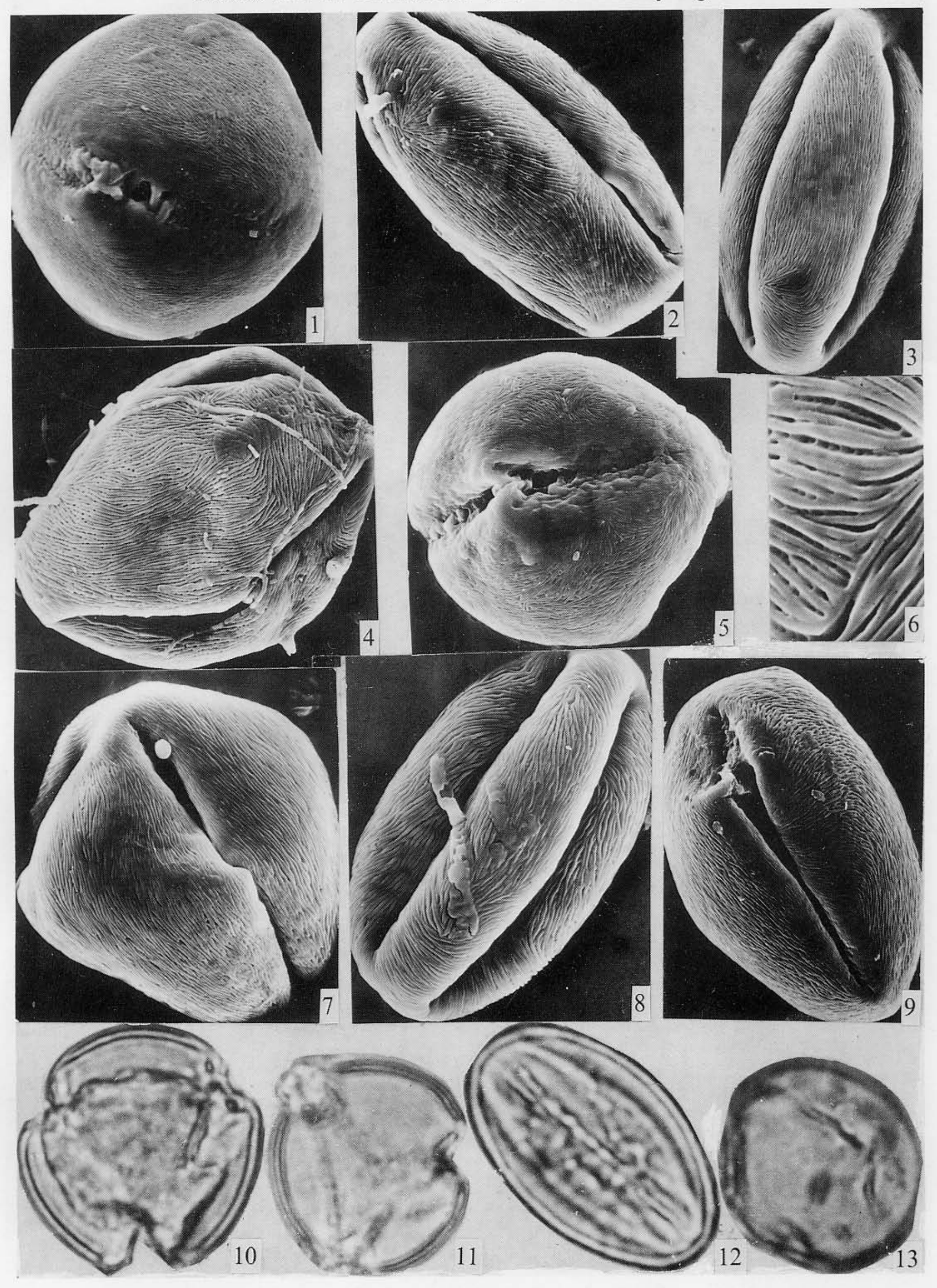
图版说明 Explanation of Plates

Plate 1 1, 10. *Malus baccata* 1. × 3000, 10. × 800; 2. *M.manshurica* × 2500; 3. *M.halliana* × 3000; 4. *M.rockii* × 3000; 5. *M.hupehensis* × 3000; 6. *M.manshurica* × 10000; 7. *M.j inxianensis* × 3000; 8. *M.daochengensis* × 4000; 9. *M.sylvestris* × 2500; 11. *M.donmeri* × 800; 12. *M.sieboldii* × 800; 13. *M.prattii* × 800.

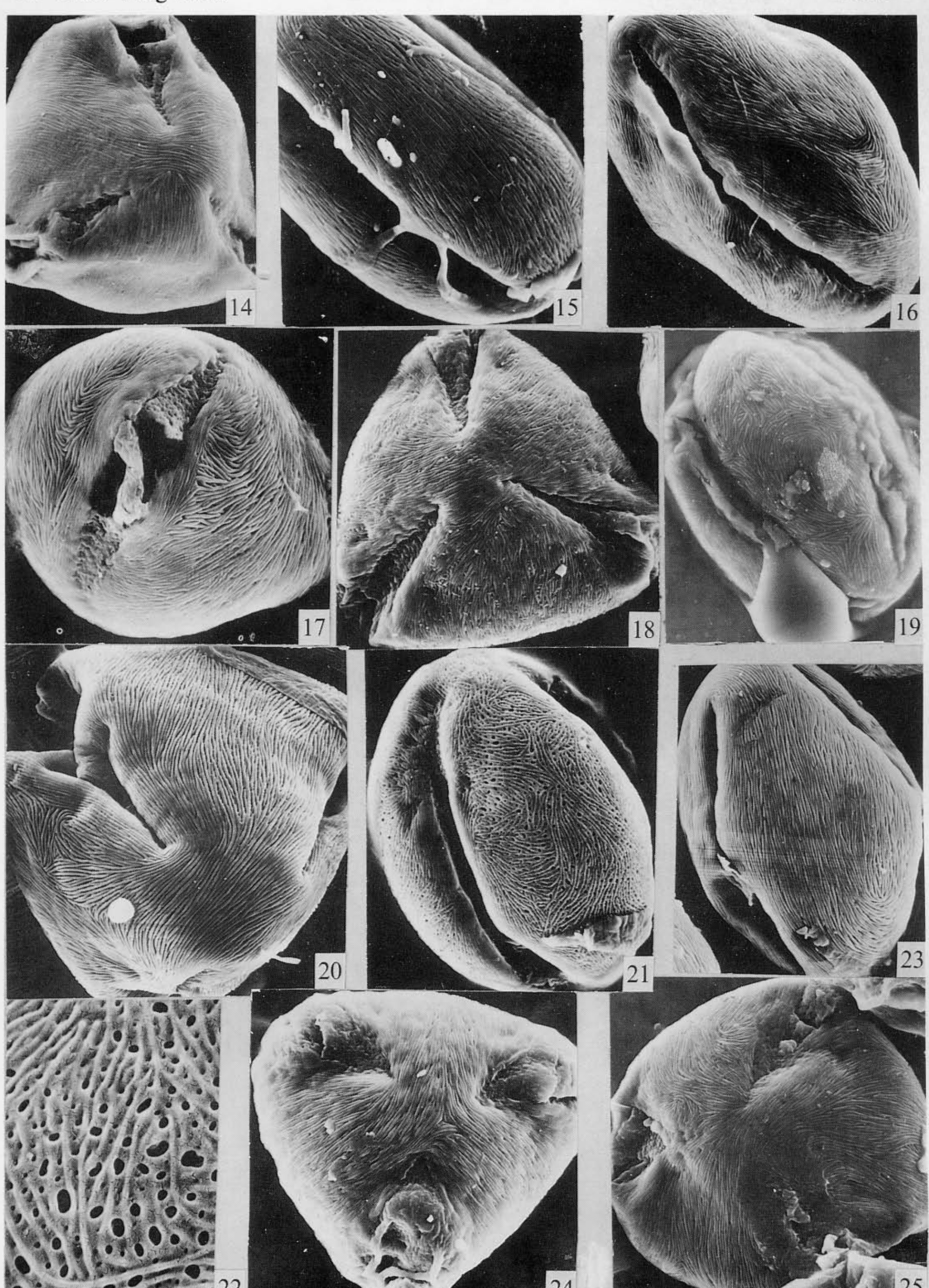
Plate 2 14, 17. *M.sikkimensis* 14. × 3000, 17. × 3500; 15. *M.asiatica* × 3000; 16. *M.pumita* × 3000; 18. *M.sieversii* × 3000; 19. *M.sieboldii* × 2500; 20, 23. *M.spectabilis* 7. × 4000, 23. × 3000; 21, 22. *M.floribunda* 21. × 2500, 22. × 10000; 24. *M.micromalus* × 3000; 25. *M.hupenensis* × 3000.

Plate 3 26. *M.kansuensis* × 4000 27,30. *M.ombrophila* 27. × 3000; 30. × 3500 28. *M.toringoides* × 3000 29. *M.donmeri* × 4000 31. *M.komarovii* × 3000 32. *M.transitoria* × 3000 33. *M.prattii* × 3000 34, 37. *M.honanensis* 34. × 3000; 37. × 3500 35. *M.yunnanensis* × 3500 36. *M.atrosanguinea* × 3000

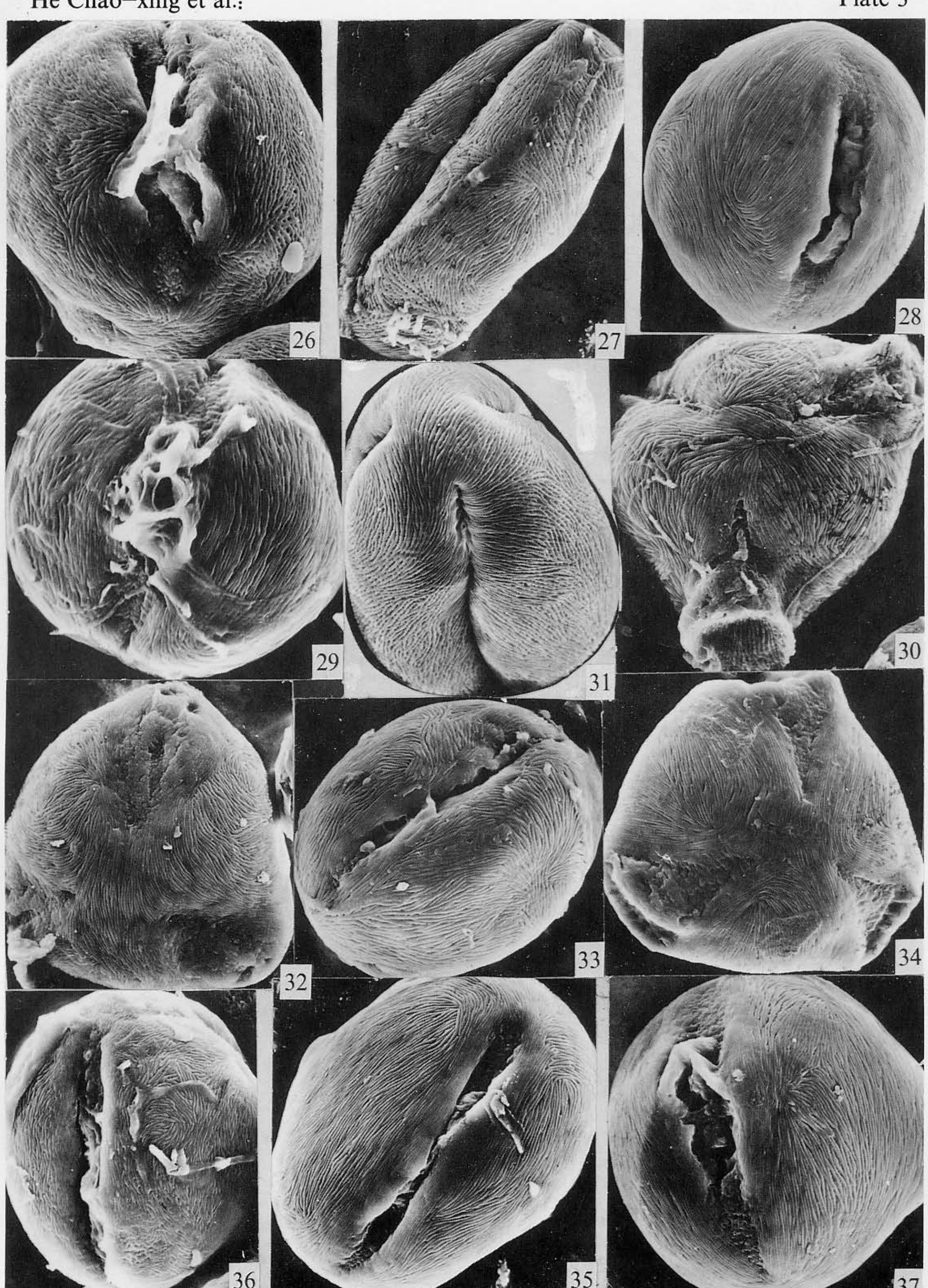
Plate 4 38. *Malus donmeri* × 4000; 39,40. *M.* × *coronaria* 39. × 3000, 40. × 10000; 41. *M.* × *purpurea* var. *lemoinii* × 4000; 42, 43. *M.* × *purpurea* 42. × 3000, 43. × 300& × 3000; 44. *M.* × *madgeburgensis* × 3000; 45, 46. *M.* × *arnoldiana* 45. × 3000, 46. × 10000.



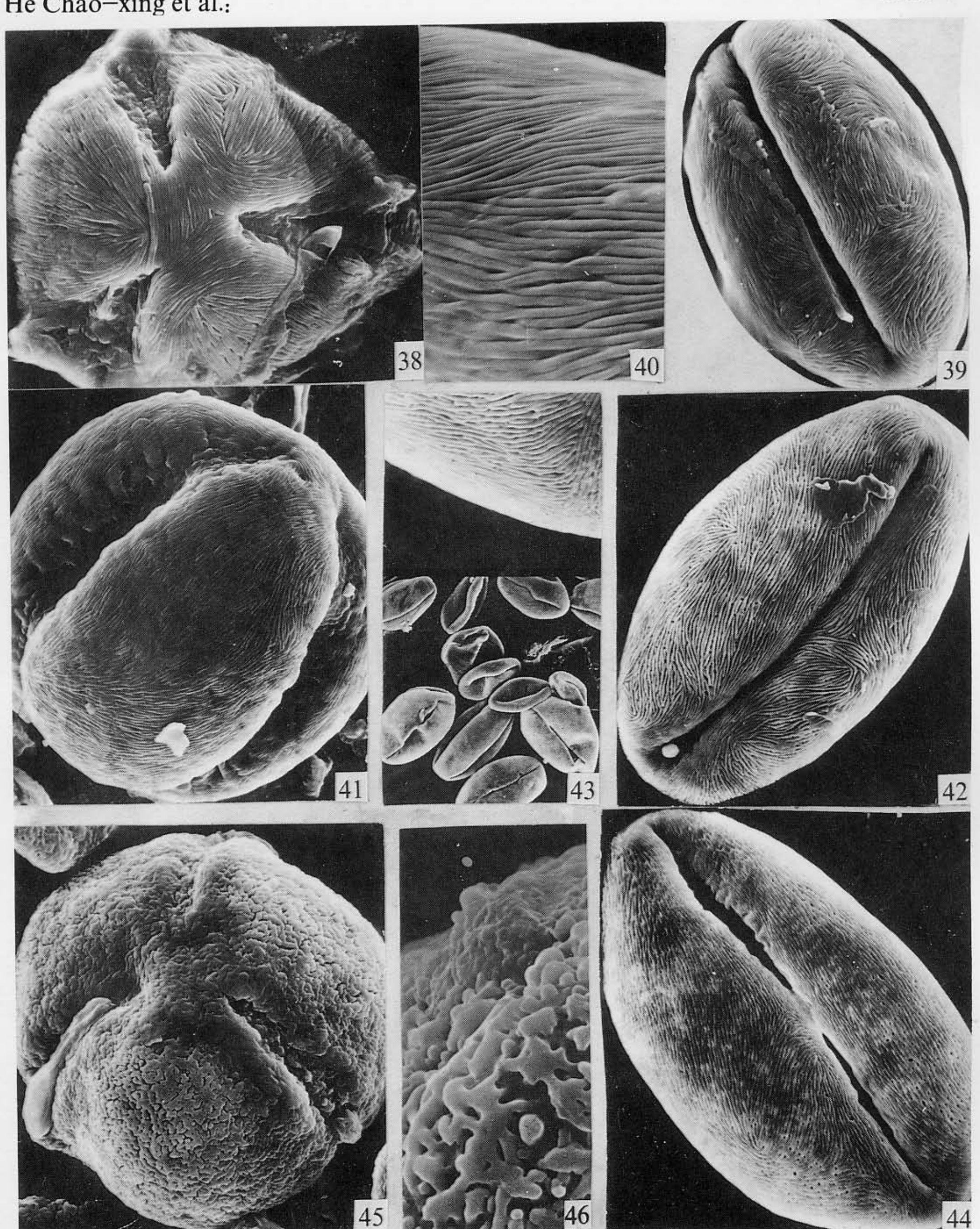
See explanations at the end of text



See explanations at the end of text



See explanations at the end of text



See explanations at the end of text